

DES ONDES MUSCULAIRES, RESPIRATOIRES ET LOCOMOTRICES,
CHEZ LES ANNÉLIDES ET LES MOLLUSQUES,

PAR M. GEORGES BOHN.

Broca, dans le rapport qu'il a présenté au congrès de physique de 1900 sur les transformations de l'énergie dans l'organisme, consacre un chapitre aux ondulations organiques et essaie de montrer que les tissus d'un animal sont soumis aux mêmes lois de retour à l'équilibre que les systèmes matériels ; mais, d'après ce physicien, les physiologistes, à ce sujet, n'auraient obtenu de résultats expérimentaux nets que dans quatre cas : muscle cardiaque, substance cérébrale grise, nerf, œil.

Les ondes nerveuses ont été particulièrement étudiées par Charpentier : elles se propageraient tantôt à l'intérieur d'un même élément (nerf), tantôt d'éléments à éléments (rétine).

Les ondes musculaires ont été signalées dans divers cas.

1^{er} cas. — Dès 1862, Aëby a reconnu la progression d'ondes le long d'une fibre musculaire.

2^e cas. — Ce n'est pas d'hier qu'on a observé celles qui se propagent, d'éléments musculaires à éléments musculaires, le long de surfaces cylindriques (tube digestif, uretère, vaisseaux sanguins, etc.) et de surfaces planes (sole pédiéuse des Escargots et des Limaces).

3^e cas. — Marey, dans ses belles études sur la locomotion animale⁽¹⁾, a décrit des mouvements ondulatoires plus complexes dus à la progression *simultanée* dans le corps de l'animal de plusieurs systèmes d'ondes, et, en général, intéressant le corps tout entier (mouvements ondulatoires des Reptiles et des Poissons).

Dans le premier cas, et très souvent dans le deuxième, la fibre musculaire, le muscle, ont été observés détachés de l'organisme ; aussi les résultats trouvés doivent-ils être mis en doute. Ce qui fait, au contraire, la grande valeur des travaux de Marey, c'est que cet éminent physiologiste a trouvé des méthodes qui permettent d'étudier les muscles dans les conditions mêmes où s'exerce habituellement leur activité. La méthode de la chronophotographie s'applique surtout au troisième cas ; mais Marey indique, à propos des mouvements d'ondulation du pied des Limaces (2^e cas),

⁽¹⁾ MAREY, La locomotion animale, *Traité de physique biologique*, t. I, p. 229-287.

qu'il serait «très intéressant de soumettre à l'analyse, par des méthodes précises, certains mouvements des animaux inférieurs qui montrent l'action des forces locomotrices réduites aux conditions les plus simples».

C'est ce que, m'inspirant de l'enseignement de M. Edmond Perrier, j'ai cherché à faire en effectuant de nombreuses observations relativement aux mécanismes respiratoires et locomoteurs dans la série animale. Les mouvements qui se propagent le long de surfaces cylindriques ou planes sont faciles à observer et se traduisent souvent d'une façon fort nette par les mouvements des fluides internes ou externes qu'ils entraînent (courants sanguins et respiratoires), quelquefois par le déplacement même de l'animal.

1. ONDES MUSCULAIRES RESPIRATOIRES. — J'ai décrit précédemment⁽¹⁾ chez certains Annélides, les Arénicoles et les Pectinaires, des ondes qui progressent à l'intérieur même de la paroi du corps, et qui se traduisent extérieurement par une sorte de bourrelet annulaire.

Les Arénicoles (*Arenicola marina* L.) creusent des galeries dans le sable, les Pectinaires (*Pectinaria belgica* L.) construisent de petits tubes coniques dont l'extrémité pointue émerge verticalement du sable; les bourrelets annulaires qui progressent dans la paroi du corps jouent le même rôle qu'un piston dans un corps de pompe et déterminent un courant d'eau. Ce mode de renouvellement de l'eau dans les galeries ou les tubes des Vers arénicoles est intéressant à signaler, car il est loin d'être général chez les Annélides; chez certains Sédentaires, le courant respiratoire a lieu sous l'impulsion de cils qui garnissent les branchies ou qui sont situés sur des bandes dorsales.

1° Arénicoles. — Chez les Arénicoles, le parcours des ondes est limité à une certaine longueur du corps. Chez l'Arénicole normale, l'onde se propage souvent d'arrière en avant, tantôt d'une extrémité à l'autre de la région branchiale (quand elle arrive au niveau de la quatrième branchie, il s'en reforme une autre à l'arrière), tantôt d'un point quelconque de la même région jusqu'au dissépinement antérieur dont les deux diverticules, distendus par le liquide cavitairé entraîné en avant, s'évagincent vers la tête.

Le sens de la progression des ondes peut changer pendant une durée variable. Chez une Arénicole située en aquarium dans une galerie à deux orifices, le renversement s'est fait cinq fois dans l'espace de cinq minutes et n'a duré chaque fois que quelques secondes; alors l'onde se propageait au niveau de la région branchiale. Dans d'autres cas, j'ai observé pendant plusieurs minutes de suite des ondes qui prenaient naissance vers le milieu de la région branchiale et qui se propageaient au delà de la dernière branchie,

(1) *Comptes rendus Académie des sciences de Paris*, 13 octobre 1901.

DES ONDES MUSCULAIRES, RESPIRATOIRES ET LOCOMOTRICES,
CHEZ LES ANNÉLIDES ET LES MOLLUSQUES,

PAR M. GEORGES BOHN.

Broca, dans le rapport qu'il a présenté au congrès de physique de 1900 sur les transformations de l'énergie dans l'organisme, consacre un chapitre aux ondulations organiques et essaie de montrer que les tissus d'un animal sont soumis aux mêmes lois de retour à l'équilibre que les systèmes matériels ; mais, d'après ce physicien, les physiologistes, à ce sujet, n'auraient obtenu de résultats expérimentaux nets que dans quatre cas : muscle cardiaque, substance cérébrale grise, nerf, œil.

Les ondes nerveuses ont été particulièrement étudiées par Charpentier : elles se propageraient tantôt à l'intérieur d'un même élément (nerf), tantôt d'éléments à éléments (rétine).

Les ondes musculaires ont été signalées dans divers cas.

1^{er} cas. — Dès 1862, Aëby a reconnu la progression d'ondes le long d'une fibre musculaire.

2^e cas. — Ce n'est pas d'hier qu'on a observé celles qui se propagent, d'éléments musculaires à éléments musculaires, le long de surfaces cylindriques (tube digestif, uretère, vaisseaux sanguins, etc.) et de surfaces planes (sole pédiense des Escargots et des Limaces).

3^e cas. — Marey, dans ses belles études sur la locomotion animale⁽¹⁾, a décrit des mouvements ondulatoires plus complexes dus à la progression *simultanée* dans le corps de l'animal de plusieurs systèmes d'ondes, et, en général, intéressant le corps tout entier (mouvements ondulatoires des Reptiles et des Poissons).

Dans le premier cas, et très souvent dans le deuxième, la fibre musculaire, le muscle, ont été observés détachés de l'organisme ; aussi les résultats trouvés doivent-ils être mis en doute. Ce qui fait, au contraire, la grande valeur des travaux de Marey, c'est que cet éminent physiologiste a trouvé des méthodes qui permettent d'étudier les muscles dans les conditions mêmes où s'exerce habituellement leur activité. La méthode de la chronophotographie s'applique surtout au troisième cas : mais Marey indique, à propos des mouvements d'ondulation du pied des Limaces (2^e cas),

⁽¹⁾ MAREY, La locomotion animale, *Traité de physique biologique*, t. I, p. 229-287.

qu'il serait «très intéressant de soumettre à l'analyse, par des méthodes précises, certains mouvements des animaux inférieurs qui montrent l'action des forces locomotrices réduites aux conditions les plus simples».

C'est ce que, m'inspirant de l'enseignement de M. Edmond Perrier, j'ai cherché à faire en effectuant de nombreuses observations relativement aux mécanismes respiratoires et locomoteurs dans la série animale. Les mouvements qui se propagent le long de surfaces cylindriques ou planes sont faciles à observer et se traduisent souvent d'une façon fort nette par les mouvements des fluides internes ou externes qu'ils entraînent (courants sanguins et respiratoires), quelquefois par le déplacement même de l'animal.

I. ONDES MUSCULAIRES RESPIRATOIRES. — J'ai décrit précédemment⁽¹⁾ chez certains Amérides, les Arénicoles et les Pectinaires, des ondes qui progressent à l'intérieur même de la paroi du corps, et qui se traduisent extérieurement par une sorte de bourrelet annulaire.

Les Arénicoles (*Arenicola marina* L.) creusent des galeries dans le sable, les Pectinaires (*Pectinaria belgica* L.) construisent de petits tubes coniques dont l'extrémité pointue émerge verticalement du sable; les bourrelets annulaires qui progressent dans la paroi du corps jouent le même rôle qu'un piston dans un corps de pompe et déterminent un courant d'eau. Ce mode de renouvellement de l'eau dans les galeries ou les tubes des Vers arénicoles est intéressant à signaler, car il est loin d'être général chez les Annélides; chez certains Sédentaires, le courant respiratoire a lieu sous l'impulsion de cils qui garnissent les branchies ou qui sont disposés suivant des bandes dorsales.

1° *Arénicoles*. — Chez les Arénicoles, le parcours des ondes est limité à une certaine longueur du corps. Chez l'Arénicole normale, l'onde se propage souvent d'arrière en avant, tantôt d'une extrémité à l'autre de la région branchiale (quand elle arrive au niveau de la quatrième branchie, il s'en reforme une autre à l'arrière), tantôt d'un point quelconque de la même région jusqu'au dissépinement antérieur dont les deux diverticules, distendus par le liquide cavitaire entraîné en avant, s'évagincent vers la tête.

Le sens de la progression des ondes peut changer pendant une durée variable. Chez une Arénicole située en aquarium dans une galerie à deux orifices, le renversement s'est fait cinq fois dans l'espace de cinq minutes et n'a duré chaque fois que quelques secondes; alors l'onde se propageait au niveau de la région branchiale. Dans d'autres cas, j'ai observé pendant plusieurs minutes de suite des ondes qui prenaient naissance vers le milieu de la région branchiale et qui se propageaient au delà de la dernière branchie,

(1) *Comptes rendus Académie des sciences de Paris*, 13 octobre 1901.

sur une longueur plus ou moins grande de la région caudale; dans ces conditions, un certain nombre de dissépinements caudaux étaient en voie de subir une sorte d'histolyse, et il est fort probable que les courants du liquide cavitare en arrivant contre ces dissépinements contribuaient par leur action purement mécanique à les détruire.

Ainsi, chez les Arénicoles, les ondes se propagent seulement dans les régions du corps où les dissépinements ont disparu ou disparaissent; elles déterminent le brassage du liquide cavitare et le renouvellement de l'eau autour de l'animal; elles ne semblent pas avoir un rôle locomoteur; toutefois, en général, elles aboutissent vers la région du corps actuellement active (tête ou appendice caudal); enfin elles sont influencées manifestement par les conditions mécaniques et chimiques du milieu extérieur.

2° *Pectinaires*. — Chez les Pectinaires, le mouvement ondulatoire a une allure différente en rapport avec la faible longueur du Ver : en général, une onde parcourt tout le corps de haut en bas, et aboutit à l'extrémité antérieure (branchies) *toutes les trois secondes*. Elle détermine, en même temps que le courant respiratoire, une légère progression de l'animal, annulée d'ailleurs par une élongation brusque du corps vers l'arrière, où réapparaît une nouvelle onde qui aura le même sort que la première.

Le sens de la propagation peut changer également : cela a lieu, en particulier, quand l'extrémité pointue du tube est émergée (mer basse dans le port de Boulogne); de cette façon, l'eau s'élève dans le tube à une hauteur de 4 à 6 centimètres et déborde à la partie supérieure. Ayant disposé une Pectinaire dans le sable de façon à ce que son tube émerge de 6 centimètres, j'ai constaté qu'il suffirait de 4 ondes inverses successives pour amener l'eau à la partie supérieure; mais, vu le travail relativement considérable nécessaire pour soulever l'eau, le courant était ensuite irrégulier; ayant brisé le tube de façon à réduire la longueur de la partie émergée à 4 centimètres, j'ai constaté que ce tube restait constamment plein d'eau et que le liquide débordait régulièrement toutes les 5 secondes, durée nécessaire à progression de l'onde dans ces nouvelles conditions.

Les ondes respiratoires produisent ici également le brassage du liquide cavitare qui distend la cavité générale.

Il faut remarquer que, chez les deux Vers qui présentent les ondes que je viens de décrire, la segmentation du corps tend à disparaître par suite du mode de vie sédentaire et sans doute aussi de l'habitat⁽¹⁾. Au contraire,

(1) Voir dans le *Bulletin du Muséum*, décembre 1901, ma communication sur la locomotion des Vers annelés.

Je considère les Arénicoles adultes, en particulier, comme des Annélides ayant subi, au cours du développement larvaire, *avant la maturation des organes géni-*

chez les Annélides où les cloisons de séparation entre les divers zoonites sont encore bien nettes, les ondes annulaires sont moins apparentes et limitées parfois à l'étendue d'un segment.

2. ONDES MUSCULAIRES LOCOMOTRICES. — Chez les Mollusques, que l'on considère souvent comme des Annélides qui ont perdu leur segmentation, on retrouve des ondes analogues, plus ou moins localisées dans la surface de reptation (pied), qui, chez la larve, ont peut-être encore un rôle respiratoire, mais qui, chez l'adulte, ont manifestement un rôle locomoteur.

Je vais décrire particulièrement ce qui se passe chez les *Helix pomatia* L.

Dès que ces Escargots sont placés dans un air suffisamment humide et chaud, ils se mettent *immédiatement* (sauf quand les coquilles sont bien closes) à ramper, et suivent la ligne de plus grande pente qui s'offre à eux, ligne qui souvent n'est autre que la verticale du lieu; on peut donner une explication dynamique de cette sorte de *géotropisme négatif*: manifestement, il y a avantage pour le Mollusque à ce que le poids de la masse viscérale soit dirigé dans le plan de symétrie du pied; si, pendant la marche, on fait tourner la surface verticale de reptation sur elle-même d'un angle α , presque immédiatement l'animal suit une nouvelle direction inclinée sur la précédente de α . Ainsi les Escargots montent toujours et ne descendent jamais; quand ils arrivent à une certaine distance du sol, dans un air plus sec, ils retombent, leur pied perdant adhérence.

La progression est due aux ondes se propageant dans la lame musculaire pédieuse qui repose sur le support; on le constate aisément quand celui-ci est une lame de verre.

A travers celle-ci, on voit nettement 5 à 9 ondes transversales, distantes de 5 à 9 millimètres, d'une largeur moyenne de 2 millimètres, qui se propagent simultanément d'arrière en avant; à mesure que les ondes aboutissent à la partie antérieure, il s'en reforme d'autres en arrière; ces ondes ont tout à fait l'apparence des vagues qui se propagent dans une mer tranquille, sous l'influence d'une légère brise.

J'ai mesuré leur vitesse de propagation et j'ai trouvé une moyenne de 20 centimètres par minute, à savoir : 3 mill. 3 par seconde.

taux, une série de métamorphoses rappelant celles qui accompagnent la maturité sexuelle d'autres Annélides (amincissement des parois musculaires du corps, disparition des dissépinements, etc.); les recherches de Schneider sur la phagocytose et l'excrétion chez les Annélides viennent à l'appui de cette opinion; pour moi, les propriétés histolytiques de certaines cellules s'exalteraient sous l'influence d'intoxications externes; une dernière métamorphose correspondrait aux phénomènes d'épitiokie, mais entraînerait ici la destruction du corps de l'animal (exotokie).

Voici les résultats exacts de quelques observations pratiquées le 1^{er} et 3 février 1902 (reptation verticale) :

	INDIVIDUS				
	1 ^{er}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	
				1 ^{er} ÉTAT.	2 ^e ÉTAT.
Longueur sole pédieuse.	50 ^{mm}	76 ^{mm}	65 ^{mm}	65 ^{mm}	80 ^{mm}
Progression de l'animal pendant la progression d'une onde.....	7 ^{mm}	7 ^{mm}	10 ^{mm}	12 ^{mm}	12 ^{mm}
Durée de cette dernière progression.....	30	40	45	40	40
	100 m.	100 m.	100 m.	100 m.	100 m.
Nombre des ondes.....	5 ^{mm}	7 ^{mm}	7 ^{mm}	9 ^{mm}	9 ^{mm}
Vitesse de l'onde.....	190 ^{mm}	210 ^{mm}	222 ^{mm}	190 ^{mm}	230 ^{mm}

Si l'on considère un point quelconque de la sole pédieuse, on reconnaît facilement qu'il subit une sorte de mouvement oscillatoire d'une période moyenne de 2 secondes (30 oscillations par minute).

Les ondes se propagent même quand le pied ne repose pas sur un support, ce qui semble indiquer que le mouvement rythmique est inhérent au muscle et en partie indépendant des excitations mécaniques provoquées par la reptation. Cependant, quand les ondes diminuent d'intensité, on les ranime en quelque sorte en excitant la partie postérieure du pied. Quand on excite, au contraire, la partie antérieure, celle-ci se rétracte, et les ondes qui, pendant un certain temps, continuent à se former en arrière, s'effacent avant d'aborder la région rétractée. Les effets des excitations du système nerveux central conduisent de même à considérer les ondulations musculaires comme en grande partie indépendantes de ce système : il suffit que des fibres musculaires se contractent à l'arrière pour que, successivement, toutes les fibres situées en avant d'elles se contractent.

D'ailleurs, je rapproche tous ces phénomènes d'ondes de ceux qui ont été observés par R. Dubois dans sa belle et suggestive monographie physiologique de la Pholade dactyle⁽¹⁾. En décrivant les mouvements du siphon de ce Lamellibranche, le savant physiologiste distingue certaines contractions lentes qui se propagent comme par une sorte d'irradiation, et des contractions brusques qui portent simultanément sur une étendue notable. Les ondes lentes pourraient déterminer l'allongement ou la rétraction du siphon, seraient « dues à l'excitation directe des fibres longitudinales et circulaires qui entrent dans la constitution du Mollusque », et « l'irradiation de

⁽¹⁾ R. DUBOIS, Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle. *Annales de l'Université de Lyon*, 1892.